

УДК 576.895.122:591.462.2

СТРОЕНИЕ МОЧЕВОГО ПУЗЫРЯ МАРИТЫ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВ
LECITHODENDRIIDAE И ALLASSOGONOPORIDAE

И. М. Подвязная

Приводится описание тонкого строения стенки мочевого пузыря trematod *Allassogonoporus amphoraeformis*, *Prosthodendrium ascidia* и *P. mirabile*, паразитирующих в тонком кишечнике летучих мышей. Виды *P. ascidia* и *P. mirabile* обнаруживают очень сходную ультраструктуру эпителия мочевого пузыря. В то же время они значительно отличаются в этом плане от вида *A. amphoraeformis*.

На основе подробного морфологического анализа выделительной системы trematod отряда Plagiorchiida, а также с учетом ряда других признаков, Оденинг (Odening, 1959, 1964a, 1964b) осуществил ревизию большой и гетерогенной группы trematod сем. Lecithodendriidae. Суть проведенной им перестройки заключалась в том, что он расчленил лецитодендринид на несколько самостоятельных семейств. Одним из наиболее важных признаков для построения естественной системы trematod Оденинг считает строение выделительной системы, в частности форму мочевого пузыря, протонефридиальную формулу и ее изменение в онтогенезе. На основании мешковидной формы мочевого пузыря роды *Cephalophallus* и *Allassogonoporus* были выведены им из состава лецитодендринид, имеющих V- или Y-образный мочевой пузырь, и объединены в сем. Allassogonoporidae.

Отделение Allassogonoporidae от Lecithodendriidae было принято не всеми исследователями. В сводке Ямагути (Yamaguti, 1971) род *Allassogonoporus* остался в составе сем. Lecithodendriidae; то же можно сказать и о работах по паразитофауне летучих мышей европейской части СССР (Андрейко, Скворцов, 1968; Скворцов, 1970) и др. Таким образом, вопрос о систематическом положении Allassogonoporidae нельзя считать окончательно решенным. Учитывая, что разная форма мочевого пузыря является одним из наиболее весомых различий между Lecithodendriidae и Allassogonoporidae, сравнительное описание морфологии, в том числе и ультраструктуры этого образования у представителей названных семейств, представляет интерес для систематики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были выбраны *Prosthodendrium mirabile* Zdzitowiecki, 1969; *P. ascidia* (Beneden, 1873) Dolfus, 1931 (сем. Lecithodendriidae) и *Allassogonoporus amphoraeformis* (Modlinger, 1930) (сем. Allassogonoporidae). Все эти виды паразитируют в передней части тонкого кишечника летучих мышей.

Материал был собран из *Myotis brandtii* Eversmann и *Myotis dasycneme* Boie в Воронежском государственном заповеднике летом 1983—1984 гг.¹

Для реконструкции формы мочевого пузыря у *P. mirabile* использовали полуточные срезы, окрашенные толуидиновым синим; у *A. amphoraeformis* — парафиновые срезы, окрашенные по Маллори. Для изучения тонкого строения червей фиксировали двумя способами: 1) фиксация в 1 %-ном растворе OsO₄ на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4) с добавлением NaCl, 1 ч при 4°; 2) фиксация в 2.5 %-ном растворе глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4) с NaCl, 1 ч при 4°, с последующей промывкой в том же буфере и постфиксацией в 1 %-ном растворе OsO₄ на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4) с NaCl, 1 ч при 4°. В настоящей работе использовалась в основном фиксация одним осмием. После фиксации червей обезвоживали в спиртах возрастающей крепости и ацетоне и заливали в аралдит. Срезы, полученные на ультратоме LKB-III, контрастировали насыщенным водным раствором уранилацетата и цитратом свинца и просматривали на микроскопах Tesla BS-500 и JEM-100 CX.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. *Prosthodendrium mirabile*, *Prosthodendrium ascidiaria*. Относительно крупный (около $\frac{2}{5}$ длины тела) мочевой пузырь *P. mirabile* имеет Y-образную форму с удлиненным непарным стволом и короткими ветвями, достигающими уровня заднего края семенников (рис. 1, а). Полость пузыря выстлана тонким синцитиальным эпителием, образующим утолщения в области ядер и крупных липидных капель (рис. 1, б). Его апикальная поверхность несет длинные пластинчатые выросты, прилегающие плотно упакованными слоями к синцитиальной пластинке (рис. 2, а, в; см. вклейку). Базальная клеточная мембрана образует отдельные впячивания (рис. 1, б). Участки, содержащие ядра, заметно выдаются в полость мочевого пузыря (рис. 1, б; 2, б); иногда слой цитоплазмы, окружающий ядро, соединяется с эпителиальной пластинкой лишь узким цитоплазматическим стебельком. Крупное ядро содержит плотно конденсированный хроматин, сосредоточенный под мембраной и в центральной части ядра в виде неправильной формы тяжей, а также крупное ядрышко и множество мелких гранул в кариоплазме (рис. 1, б). Цитоплазма эпителия включает большое количество свободных рибосом, одиночные цистерны шероховатого ЭПР, мелкие митохондрии, рассеянные по всей пластинке, а также неясной природы мелкие одиночные пузырьки с электронно-светлым содержимым (рис. 1, б; 2, а, в). Эпителий мочевого пузыря содержит также многочисленные липидные капли разного диаметра (рис. 1, б; 2, а, в). По-видимому, здесь имеет место экскреция жира, так как довольно часто липидные включения располагаются фактически за пределами выстилки мочевого пузыря, с которой они соединены лишь остаточным очень тонким слоем цитоплазмы. В некоторых участках этот слой частично подвергается разрушению (рис. 2, б).

Базальная пластинка, подстилающая эпителий, очень тонкая (0.1—0.2 мкм). Под ней расположены крупные пучки продольных мышечных волокон (рис. 1, б).

Самая дистальная часть стенки мочевого пузыря образована продолжением покровного эпителия (рис. 1, а). Основная особенность этого специализированного участка tegumenta — развитие мощного плотного filamentозного гликокаликса (рис. 2, г). Кроме того, он лишен таких характерных для покровов образований, как шипики и круглые электронно-светлые гранулы. Тегумент этой области гораздо тоньше «покровного» и образует частые крупные складки.

¹ Настоящая работа была выполнена в соответствии с договором о научном сотрудничестве между ЗИНом АН СССР и Воронежским государственным заповедником. Пользуемся случаем выразить благодарность сотрудникам заповедника, особенно Б. В. Ромашову, за помощь в сборе материала.

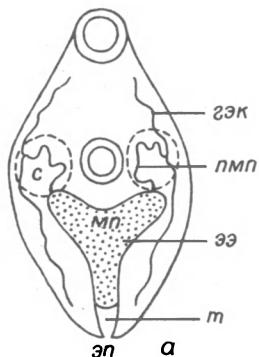
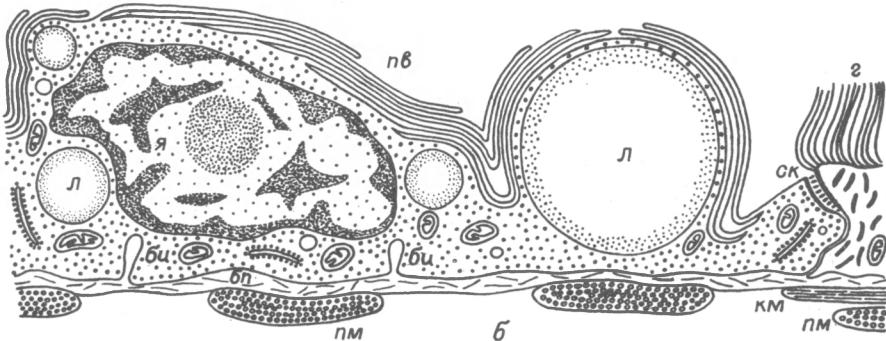


Рис. 1. Строение мочевого пузыря *Prostnodendrium mirabile*.
а — общий вид мочевого пузыря, гэк — главные экскреторные каналы, мп — мочевой пузырь, пмп — придатки мочевого пузыря, с — семенник, т — тегумент, эп — экскреторная пора, ээ — экскреторный эпителий (названия выделительных каналов приводятся по Оденингу); б — схема тонкого строения стенки мочевого пузыря, би — инвагинации базальной мембранны, бл — базальная пластинка, г — гликокаликс, км — кольцевые мышцы, л — липиды, пв — пластинчатые выросты, пм — продольные мышцы, ск — септальный контакт, я — ядро.



Кроме продольных мышечных пучков под ним находится толстый слой кольцевых мышц, выполняющих, очевидно, роль сфинктера (рис. 1, б). Между собственно эпителием мочевого пузыря и тегументом его дистальной части формируется септальный контакт (рис. 2, г).

От коротких ветвей мочевого пузыря берут начало крупные извитые каналы, охарактеризованные Оденингом (1964б) как «придатки мочевого пузыря». В них впадают задний и передний главные экскреторные каналы (рис. 1, а). Все каналы выделительной системы *P. mirabile* экстрацеллюлярны. Тонкое строение их стенок имеет много общего с эпителием мочевого пузыря, однако липидных капель ни в цитоплазме синцития, ни в просвете мы не наблюдали. Пластинчатые выросты лучше выражены в крупных каналах, в мелких они единичны.

Ультраструктура выстилки мочевого пузыря и экскреторных каналов у *P. ascidia* практически не отличается от таковой у *P. mirabile*, поэтому мы не приводим ее подробного описания.

2. *Allasogonoporigus amphoraeformis*. Мочевой пузырь *A. amphoraeformis* имеет мешковидную форму (рис. 3, а). Относительные размеры его меньше, чем у обоих видов *Prostnodendrium*. Передний край пузыря находится на уровне задней кромки семенников, которые у данного вида помещаются в задней части тела (рис. 3, а).

Выстилка пузыря, как и у предыдущих видов, представляет собой тонкую синцитиальную пластинку (0.25—0.5 мкм). Крупные ядра с диаметром, значительно превышающим толщину эпителия (1.2—2 мкм), встречаются довольно редко. По строению они похожи на ядра *P. mirabile* и *P. ascidia* (рис. 3, б). Поверхность апикальной мембраны эпителия увеличена выростами типа микроворсинок, иногда с расширенным верхним концом (рис. 3, б; 4, а, в; см. вкл.). Базальная клеточная мембрана образует глубокие трубчатые или щелевидные

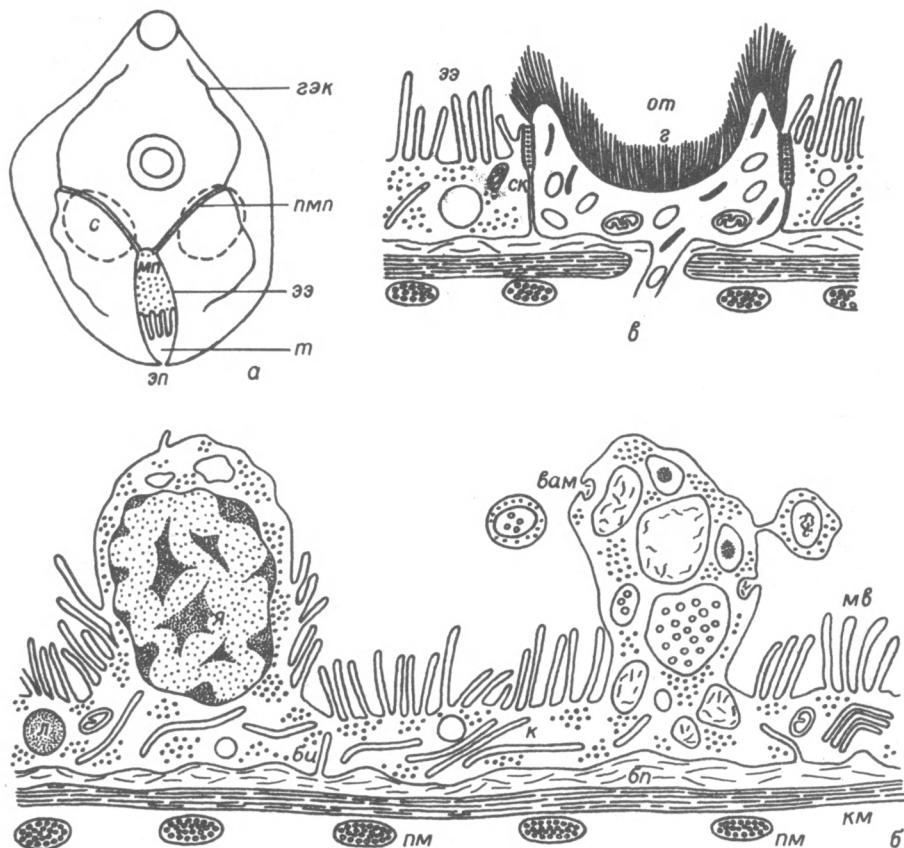


Рис. 3. Строение мочевого пузыря *Allasogonoporus amphoraeformis*.

а — общий вид мочевого пузыря; *б* — схема тонкого строения экскреторного эпителия, *в* — вакуоли, *вам* — втячивания апикальной мембрани, *к* — внутриклеточные каналы, *мв* — микроворсинки; *в* — схема поперечного среза через отросток тегумента в стенке мочевого пузыря, *от* — отросток тегумента. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

втячивания (рис. 3, *б*). На электронограммах эти инвагинации встречаются редко, однако в цитоплазме эпителия во многих местах видны окруженные гладкой мембраной каналы с электронно-прозрачным просветом, которые, вероятно, также являются производными базальной мембрани (рис. 3, *б*; 4, *а*).

Эпителий мочевого пузыря *A. amphoraeformis* содержит многочисленные разной формы и диаметра пузырьки и вакуоли, группирующиеся в утолщении синцитиальной пластинки (рис. 3, *б*; 4, *а, б*). Содержимое вакуолей выглядит очень по-разному: может быть тонкофибриллярным, мелковезикулярным, со сгущением электроннодenseного материала в центре пузырька и т. д. Апикальная поверхность утолщений, как правило, свободна от микроворсинок или они расположены редко (рис. 3, *б*; 4, *а, б*). Иногда апикальная мембра на этих участках образует небольшие втячивания, в полости которых обнаруживается электроннодenseный материал (рис. 3, *б*; 4, *а*). В настоящее время не представляется возможным судить, имеет ли место в подобном случае экзо- или эндосцитоз.

В просвете мочевого пузыря нередко можно наблюдать небольшие участки цитоплазмы, иногда с вакуолями. Некоторые из этих участков, находящиеся в области утолщений синцитиальной пластинки, связаны с ней тонкими мостиками. Это позволяет предположить, что они образуются «отшнуровыванием»

от экскреторного эпителия (рис. 3, б; 4, б). Цитоплазма последнего содержит, кроме описанных структур, скопления свободных рибосом, одиночные митохондрии, мембранные структуры, напоминающие аппарат Гольджи (рис. 3, б).

В формировании дистальной части стенки мочевого пузыря *A. amphoraeformis* принимает участие тегумент. У описываемого вида он образует в этой области тонкие пальцевидные отростки, чередующиеся с участками экскреторного эпителия (рис. 3, а, в; 4, в, г). Контакт между разными типами эпителия представлен septальной десмосомой (рис. 3, в; 4, г). Тегумент дистальной части мочевого пузыря отличается от «покровного» наличием мощного филаментозного глилокаликса, отсутствием шипиков, меньшей толщиной цитоплазматической пластинки (рис. 4, в, г). Под отростками тегумента можно наблюдать цитоны, содержащие сходный секрет (рис. 4, в).

Эпителий мочевого пузыря *A. amphoraeformis* подстилает тонкая базальная пластина и два слоя мышечных волокон — продольных и кольцевых. Система экскреторных канальцев у данного вида устроена принципиально так же, как у предшествующих двух видов. В эпителиальной стенке придатков мочевого пузыря обнаружены отдельные реснички вблизи соединения каналов с мочевым пузырем.

ОБСУЖДЕНИЕ

Макроструктурные особенности мочевого пузыря *Allassogonoporus amphoraeformis* и *Prosthodendrium ascidia* были описаны ранее Оденингом (1964). Наши данные по этим видам полностью совпадают с его описанием. Исследованный в настоящей работе *P. mirabile* имеет типичный для лецитодендррийд Y-образный мочевой пузырь с удлиненным у этого вида непарным стволом и укороченными ветвями. Согласно Оденингу, основным различием в строении выделительной системы лецитодендррийд и выделенных им в самостоятельное семейство аллассогонопорид является форма мочевого пузыря.

Мочевой пузырь *P. mirabile* и *A. amphoraeformis*, по нашим данным, отличается также взаимным расположением экскреторного эпителия и тегумента в дистальной части его стенки. У обоих видов эта область частично образована продолжением покровного эпителия. Последний у *A. amphoraeformis* образует длинные пальцевидные выросты, заходящие далеко внутрь по стенке мочевого пузыря. У *P. mirabile* подобных выростов нет и граница между разными типами эпителия имеет ровный контур. Похожие пальцевидные выросты тегумента в стенке мочевого пузыря были описаны Паузлом у церкарии *Ochetosoma aniarum* (Powell, 1972), относящейся к сем. Ochetosomatidae, также входящего в плауниорхидный комплекс семейств. Однако сравнительно-морфологических данных пока слишком мало, чтобы судить о таксономическом значении этого признака.

Тонкое строение стенки мочевого пузыря trematod изучено крайне слабо. Из обширного отряда Plagiorchiida ультраструктура экскреторного эпителия описана лишь у одного вида — *Ochetosoma aniarum* (Powell, 1972, 1977, 1979). Однако весьма немногочисленные электронно-микроскопические данные по *O. aniarum* и ряду других видов, относящихся к разным, систематически далеким группам (*Schistosoma mansoni*, *Fasciola hepatica*, *Cyathocotyle bushiensis*, *Podocotyle staffordi*, *Posthodiplostomum minimum*, *Cryptocotyle lingua*, *Acanthoparyphium spinulosum*) свидетельствуют о том, что мочевой пузырь trematod представляет собой не просто резервуар фильтрата, а важный, активно функционирующий на разных стадиях развития отдел выделительной системы (Pantelouris, Threadgold, 1963; Martin, Bils, 1964; Erasmus, 1967; Powell, 1975, и др.). Экскреторный эпителий, выстилающий его полость, имеет сложную, очень лабильную ультраструктуру, чутко отражающую смену функциональных состояний организма. При этом каждая онтогенетическая стадия

имеет ряд общих черт в его организации. Так, для эпителия мочевого пузыря марки характерны синцитиальность, гипертрофия апикальной и базальной мембран, наличие в цитоплазме органоидов органического синтеза (рибосом, ЭПР, аппарата Гольджи) и секреторных включений (Pantelouris, Threadgold, 1963; Powell, 1979; Erasmus, 1967; Gibson, 1973; Martin, Bils, 1964; наши данные). Широко распространено, по-видимому, развитие мощного гликокаликса в тегументе, выстилающем экскреторную пору и прилежащий к ней участок стенки мочевого пузыря (Powell, 1973, 1979; наши данные).

Исследованные нами виды укладываются в эту общую схему. Однако, обладая принципиальным сходством, обусловленным общностью функциональной задачи, виды *P. mirabile* и *P. ascidia*, имеющие очень похожую ультраструктуру стенки мочевого пузыря, довольно значительно отличаются от *A. amphoraeformis*.

Для экскреторного эпителия обоих видов *Prosthodendrium* характерны длинные и тонкие пластинчатые выросты апикальной поверхности, прилежащие в несколько плотно упакованных слоев к синцитиальной пластинке. Похожие ламеллярные структуры были описаны Эразмусом (Erasmus, 1967) в выстилке резервной системы стригеиды *Cyathocotyle bushiensis*. Вероятно, в эпителии мочевого пузыря trematод и резервной системы стригеид (которые являются гомологичными образованиями) гипертрофия апикальных мембран связана с усиленным трансмембранным транспортом, сопровождающим процессы реабсорбции. Выявленная Эразмусом значительная фосфатазная активность ламеллярных выростов у *C. bushiensis* согласуется с этим предположением.

Второй характерной особенностью эпителия мочевого пузыря *P. mirabile* и *P. ascidia* являются многочисленные, рассеянные по всей цитоплазме липидные капли. Большое количество липида было обнаружено и у *C. bushiensis*. В обоих случаях этот жир, по-видимому, выводится наружу. Сходство в ультраструктуре выстилки мочевого пузыря исследованных нами видов *Prosthodendrium* и эпителия резервной системы *C. bushiensis*, проявляющееся также в похожем строении и расположении ядер, наличии большого количества свободных рибосом в цитоплазме и т. д., является ярким примером параллелизма на клеточном уровне организации у филогенетически далеких форм.

У *A. amphoraeformis* те же функциональные задачи и связанные с ними процессы в структурном отношении реализуются иначе. Интересно отметить, что у данного вида в синцитиальной выстилке мочевого пузыря намечается морффункциональная дифференцировка участков. Усиленная реабсорбция осуществляется, вероятно, в зонах тонкого эпителия, густо покрытого микроворсинками, с цитоплазмой, пронизанной внутренними каналами. Напротив, утолщенные участки, заполненные пузырьками и вакуолями, и почти лишенные поверхностных выростов, по-видимому, связаны в основном с экскрецией. По полученным нами электронограммам можно предположить, что экскреция у *A. amphoraeformis* происходит двумя путями. Во-первых, не исключено, что небольшие втячивания апикальной мембранны на утолщенных участках служат для экзоцитоза. Во-вторых, по типу апокриновой секреции отшнуровываются небольшие участки цитоплазмы, содержащие отдельные вакуоли. Однако, поскольку это предположение основывается только на электронно-микроскопических данных, оно требует уточнения. В цитоплазме мочевого пузыря *A. amphoraeformis* встречаются одиночные мелкие капли липида, однако выведения их наружу мы не наблюдали.

Таким образом, полученные данные показали, что мочевой пузырь *A. amphoraeformis* и двух видов *Prosthodendrium* существенно различается не только своей макроструктурой, но и тонким строением стенки. Это говорит о том, что между двумя родами существуют глубокие физиологические различия, которые, учитывая большое экологическое сходство паразитов, можно рассматривать как свидетельство их филогенетической разобщенности. По нашему мнению,

ультраструктурные данные настоящей работы могут служить одним из подтверждений точки зрения Оденинга, выделившего алласогонопорид в самостоятельное семейство.

Л и т е р а т у р а

- А н д�ейко О. Ф., С кв орцов В. Г. Трематодофауна летучих мышей Молдавии и ее экологический фаунистический анализ // Паразиты животных и растений. Вып. 4. М.: Наука, 1968. С. 106—115.
- П од вяз ная И. М. Тонкое строение тегумента представителей двух семейств trematod *Allas-*
sogonoporidae и *Lecithodendriidae* (*Plagiorchiida*) // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 155. С. 94—
103.
- С кв орцов В. Г. Трематоды семейства *Lecithodendriidae* от летучих мышей Молдавии //
Паразиты животных и растений. Вып. 5. Кишинев, 1970. С. 17—36.
- Е г а с м у с D. A. Ultrastructural observations on the reserve bladder system of *Cyathocotyle*
bushiensis Khan, 1962 (Trematoda: Strigeoidea) with special reference to lipid excretion //
J. Parasitol. 1967. Vol. 53, N 3. P. 525—536.
- G i b s o n D. I. Some ultrastructural studies on the excretory bladder of *Podocotyle staffordi* Miller,
1941 (Digenea) // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.). 1973. Vol. 24. P. 461—465.
- К ги р а P. L., C o u s i n e a u G. H., B a l A. K. Electron microscopy of the excretory vesicle of
a trematode cercaria // J. Parasitol. 1969. Vol. 55, N 5. P. 985—992.
- M a r t i n W. E., B i l s R. F. Trematode excretory concretions: formation and fine structure //
J. Parasitol. 1964. Vol. 50, N 3. P. 337—344.
- O d e n i n g K. Das Exkretionssystem von *Omphalometra* und *Brachycoelium* (Trematoda, Digenea)
und die Taxonomie der Unterordnung *Plagiorchiata* // Z. Parasitenk. 1959. Vol. 19. P. 442—
457.
- O d e n i n g K. Zur Taxonomie der Trematodenunterordnung *Plagiorchiata* // Ber. Dtsch. Acad.
Wiss. Berlin. 1964a. Vol. 6. P. 191—198.
- O d e n i n g K. Exkretionssystem und Systematische Stellung einiger Fledermaustrematoden aus
Berlin und Umgebung hebst Bemerkungen zum Lecithodendrioiden Komplex // Z. Parasitenk.
1964b. Vol. 24. P. 453—483.
- P a n t e l o u r i s E. M., T h r e a d g o l d L. T. The excretory system of the adult *Fasciola hepatica* L. // Cellule. 1963. Vol. 64. P. 63—67.
- P o w e l l E. C. Optical and electron microscope studies on the excretory bladder of the supposed
Epitheliocystid Cercariae of *Ochetosoma aniarum* // Z. Parasitenk. 1972. Vol. 40. P. 19—30.
- P o w e l l E. C. Studies on the excretory «bladder» and caudal ducts of the supposed Anepitheliocystid
cercariae of *Schistosoma mansoni* // Z. Parasitenk. 1973. Vol. 43. P. 43—52.
- P o w e l l E. C. Studies on the excretory «bladder» and caudal ducts of the supposed Anepitheliocystid
cercariae of *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921) // Iowa State Journ
of Res. 1975. Vol. 49, N 3. P. 35—45.
- P o w e l l E. C. Ultrastructural developement of the excretory bladder in early metacercariae
of *Ochetosoma aniarum* (Leidy, 1891) // Proc. of the helm. soc. of Wash. 1977. Vol. 44, N 2.
P. 136—141.
- P o w e l l E. C. Fine structure of the excretory bladder epithelium in adult *Ochetosoma aniarum*
(Leidy, 1891) // J. Parasitol. 1979. Vol. 65, N 2. P. 328—331.
- Y a m a g u t i S. Synopsis of Digenetic trematodes of vertebrates. Tokyo: Keigaku Publishing Co.
1971. 1074 p.

ЗИН АН СССР,
Ленинград

Поступила 6. 12.1986

² Автор выражает глубокую благодарность А. А. Добровольскому за ценные советы при выполнении этой работы.

FINE STRUCTURE OF THE EXCRETORY BLADDER IN THE MEMBERS OF TREMATODES
LECITHODEUDRIIDAE AND ALLASSOGONOPORIDAE

I. M. Podvyaznaya

S U M M A R Y

The fine structure of the excretory bladder in three species of trematodes of bats (*Myotis brandtii*, *M. dasycneme*) was studied. *Prosthodendrium ascidia* and *P. mirabile* (the family Lecithodendriidae) have almost the same ultrastructure of excretory bladder epithelium but they differ in this respect from *A. amphoraeformis*, a member of the family Allassogonoporidae. The characteristic features of *P. ascidia* and *P. mirabile* are long lamellae arranged in parallel rows lying along the surface of syncytium and great quantity of lipid granules, which are obviously excreted. Excretory bladder epithelium of *A. amphoraeformis* does not contain any significant amount of lipids and its apical membrane has rather short projections. Its syncytial layer consists of zones with different fine structure. Those of them which are thin, covered with microvilli and containing intracellular canals are apparently involved in the reabsorption, while thick parts of the epithelium, full of vacuoles, in the excretion. Differences in the fine structure of the excretory bladder epithelium of two species of *Prosthodendrium* and *A. amphoraeformis* can be regarded as a confirmation of Odening's point of view, who separated the families Lecithodendriidae and Allassogonoporidae according to the form of their excretory bladder.

Вклейка к ст. И. М. Подвязной

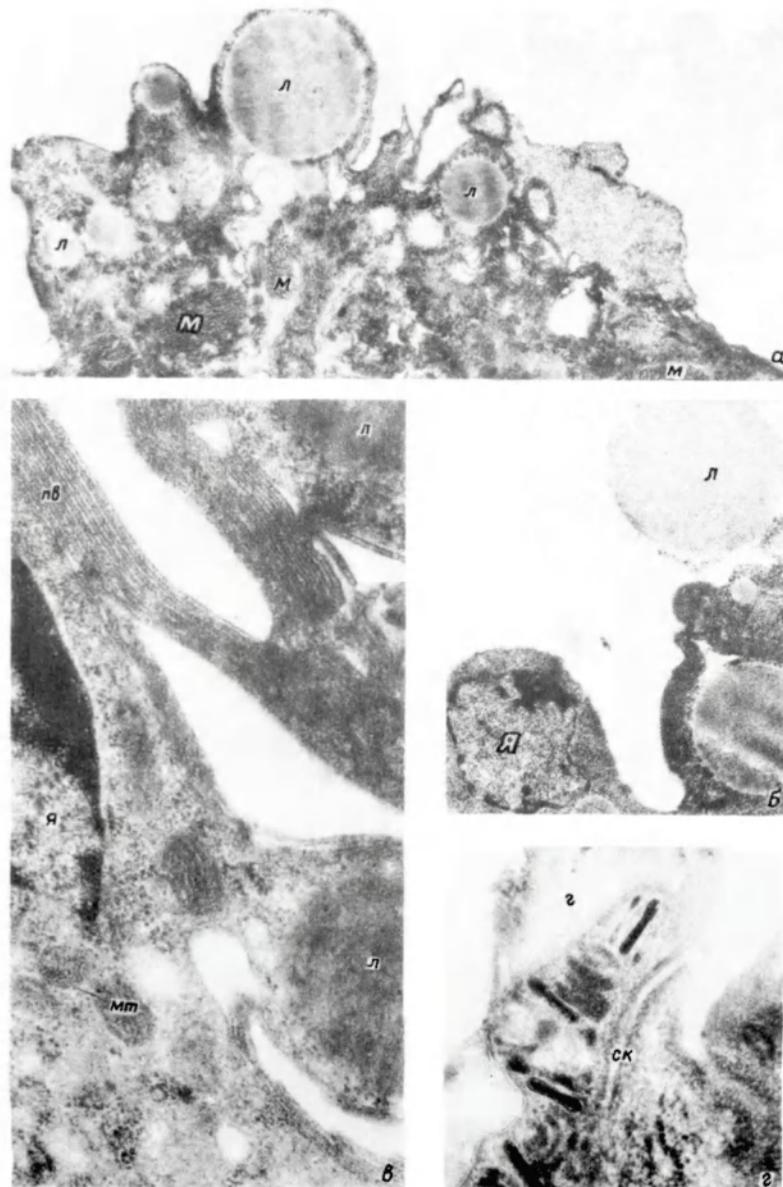


Рис. 2. Стенка мочевого пузыря *Prosthodendrium mirabile*.
а — общий вид экскреторного эпителия, $\times 10\,600$, м — мышцы; б — участок эпителия мочевого пузыря с ядром (я) и липидной каплей (л) в просвете, $\times 10\,500$; в — участок экскреторного эпителия, $\times 37\,000$, Мт — митохондрии; г — сепタルный контакт (ск), соединяющий тегумент и экскреторный эпителий в дистальной части стенки, $\times 50\,000$.
Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

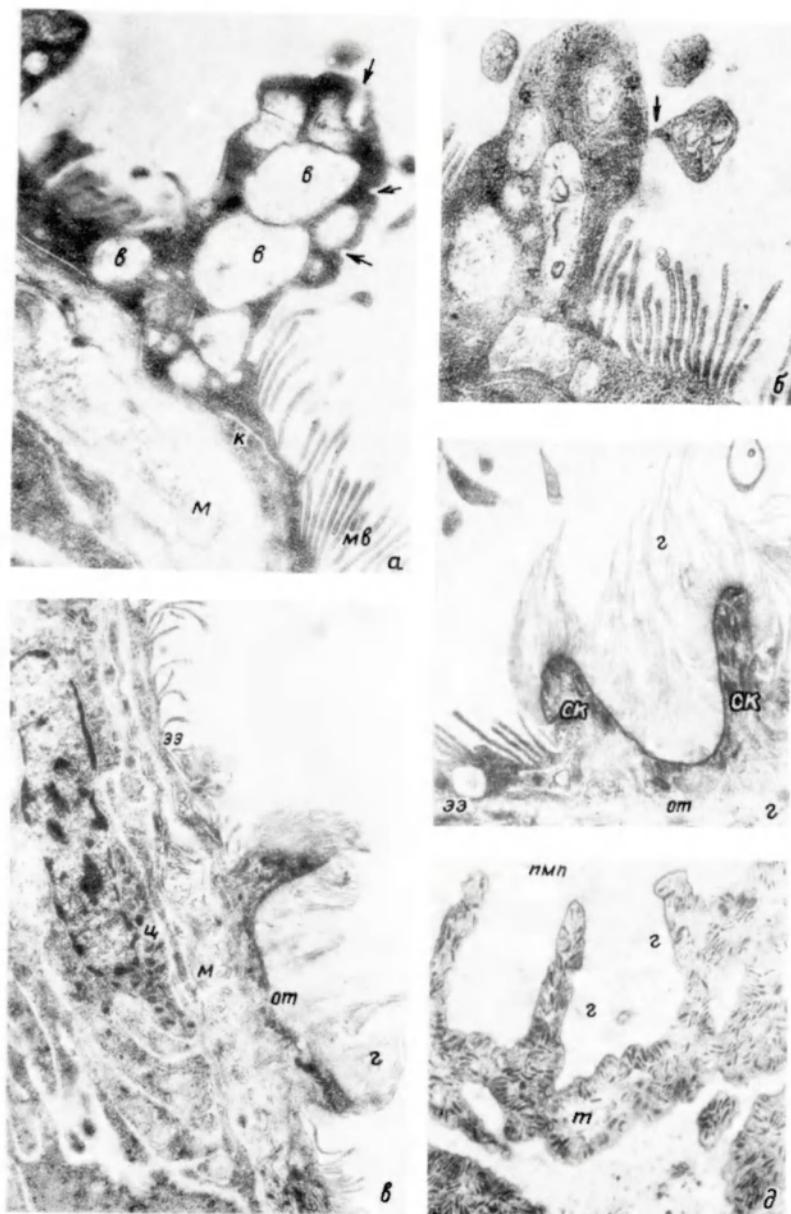


Рис. 4. Стенка мочевого пузыря *Allassogonoporus amphoraeformis*.

a — участок экскреторного эпителия, $\times 22\,000$, стрелки — втячивания апикальной мембранны; *б* — участок экскреторного эпителия, $\times 38\,000$, стрелка — «отшнуровывание» цитоплазматического участка от утолщения синцитиальной пластинки; *в, г* — участок поперечного среза дистальной части стенки мочевого пузыря, $\times 10\,500$, $\times 19\,000$, *ц* — цитон; *д* — срез в области экскреторной поры, $\times 12\,500$, *пмп* — полость мочевого пузыря.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1—3.